

岩手県大槌川水系に生息するイトヨの現状と 実態に関する生態学的・遺伝学的研究： 大槌町「まちづくり」のための環境保全を目標として

森 誠 一

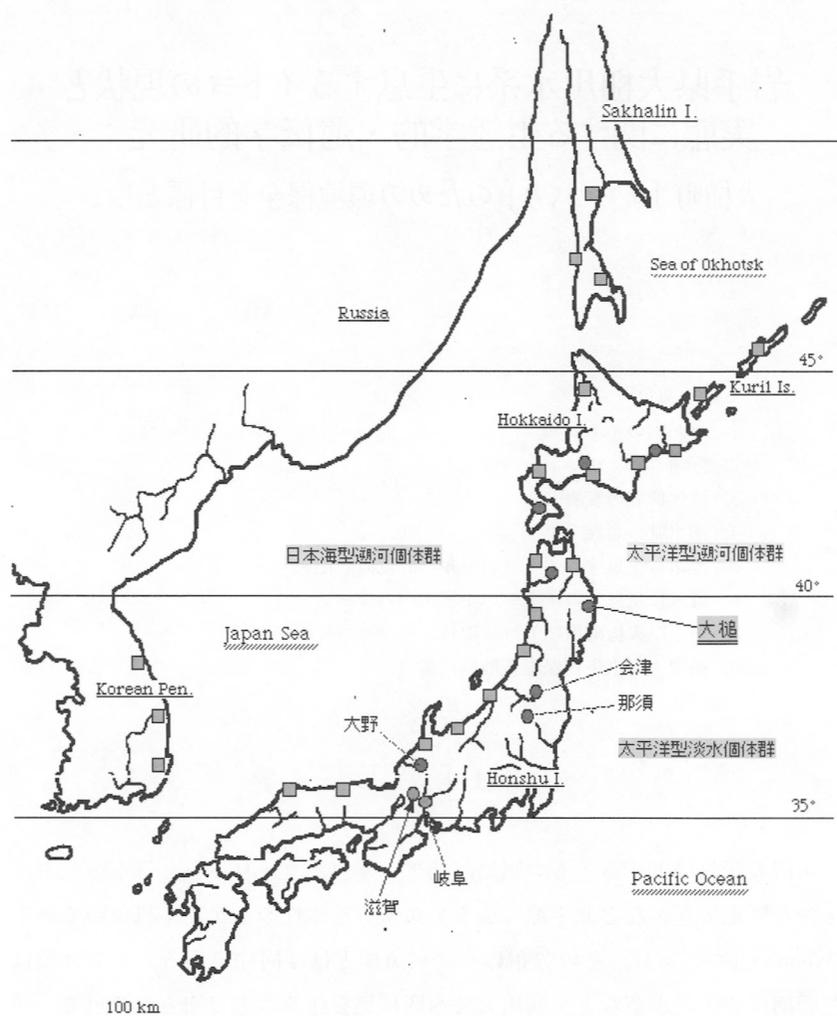
はじめに

1. わが国のイトヨ類
2. 分布の現状
3. 個体群間の変異
4. 湧水域の意義
5. 源水に生息するイトヨの分類学的位置と由来
6. 源水に生息するイトヨの生活史のパターン
7. 岩手県大槌町産イトヨの現状と保全への提言
8. 展望：野生生物保護と地域活動

ま と め

はじめに

本研究が対象とするイトヨ属は、北アメリカ、ヨーロッパ、日本の北中部を含む極東アジアなど北半球に広く分布する冷水性のトゲウオ科魚類である (Wootton, 1976, 図 1)。その分布はサケ科魚類とほぼ同様である。イトヨ類は産卵期にオスが水草などを利用して水底に巣を作ることで知られる魚で、基本的に淡水域で生まれたあと、海で成長する遡河型魚類である。しかし、同属のハリヨを含めていくつかの地域で一生を淡水域で送るイトヨ集団は本来冷水性であるため、特に本州の淡水集団の生息には夏期の水温が 20 度を超えない湧水が必要である。ハリヨは現在、岐阜県と滋賀県にのみ局所的に分



〈図1〉 イトヨ属の分布

布し、イトヨ属の世界的な最南限の地域集団であり、種または亜種として扱われることもある（池田, 1933; 五十嵐, 1965; Mori, 1985a）。

このハリヨの生息状況の現状は、近年の人間活動の影響による湧水地の埋

め立てや湧水の枯渇により絶滅の危機にあり、実際にこの数十年の間に全滅した地域集団も複数あることが確認されている（森, 1985b, 1997a, b）。

こうした状況の中、1980年代後半から本州の各地で、人間活動の影響によりイトヨが絶滅および激減した生息場所に湧水を復活させ、美しい湧き水のシンボルとしてイトヨを再移植する動きが、公的あるいは私的な活動として各地で見られる（森, 1997a, b, 1991a, 1998c）。このような際に、もともとの集団とまったく遺伝的にかけ離れ、生態的特徴も異なるものを放流することは、生物保全の上でほとんど意味がないか、場合によっては有害である。このような現状を鑑みて、各地域のイトヨの歴史的由来を明らかにし、また生態的・行動的な差異があるかどうかを検討することが重要である。それは、わが国において激減しているイトヨ属に対して、今後の保全のための整理的作業であることを意味する。

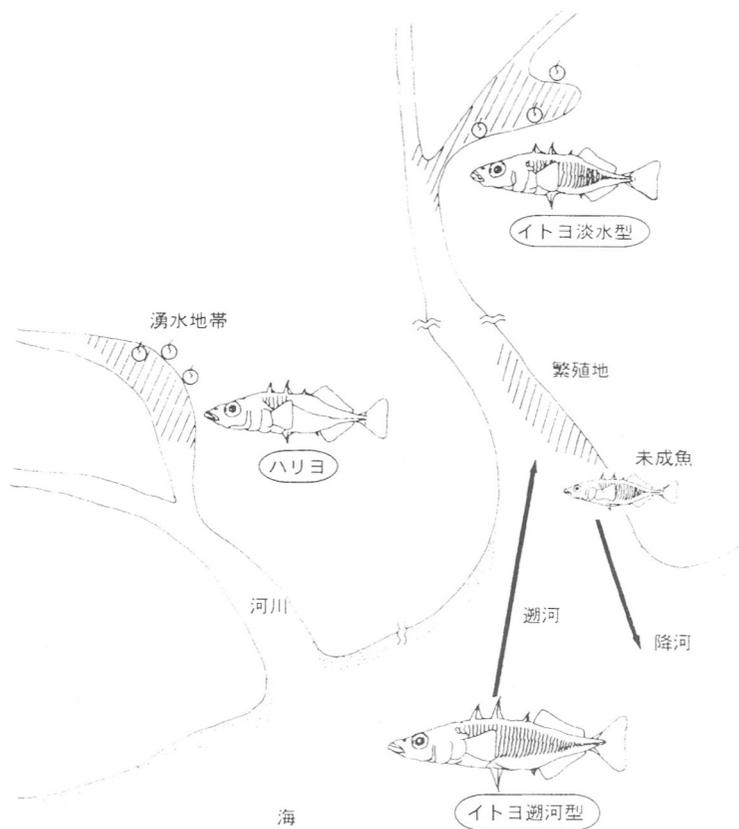
本研究では、生態的かつ形態的の地理的変異に関する成果を基礎にして、また遺伝的知見を含んだ形で、保全生物学に反映できる方法を展開したい。イトヨ類の研究は1930年代のTinbergen（1973年にノーベル賞受賞）以来、形態、生態、行動、遺伝など多岐にわたるアプローチによる数多くの研究論文が発表されている（Tinbergen, 1951; Iersel, 1953; Hagen, 1967; Wootton, 1976; Bell and Foster, 1994; 後藤・森, 2003）。すなわち、イトヨ類は動物行動学が創始される際において、もっとも重要な題材であった。現在もなお毎年、論文がもっとも多く発表される研究材料の一種であり、進化学上の題材としても貴重な種である。また、イトヨ属の生存および生活にとっての湧水域の意義、生息地の現状に関する基礎的研究の成果をまとめておこう。最後に、今後の実際的な保全の一つの指針を述べたい。

1. わが国のイトヨ類

わが国には大きく分けて、イトヨ属 *Gasterosteus* とトミヨ属 *Pungitius* の2種類のトゲウオ科魚類がいる。本研究の対象種であるイトヨ属の仲間は、形態からイトヨ (*Gasterosteus aculeatus* form *trachurus*) とハリヨ (*G. a. f. leiurus*) とに二分されている。しかし、生活史の上では、遡河型 (イトヨ) と淡水陸封型 (イトヨとハリヨ) があり、形態および生活史から3群が認められる (図2)。従来、淡水型イトヨおよびハリヨの祖先型は、遡河型イトヨから分化したものであると考えられている (池田, 1933; 五十嵐, 1964, 1965; Igarashi, 1970)。ハリヨは淡水型だけである。

また、特に淡水型イトヨは、淡水型というだけで一括して議論することは避けるべきである (Honma and Tamura, 1984)。なぜなら、淡水型イトヨは個体群ごとに淡水型になった年代に差異があり、場所によって数十万年から1000年単位という開きがあると考えられているからだ (森, 1991b; Higuchi and Goto, 1996; 森, 1995c, 1997a)。あるいは、人為的に陸封化されてわずか10年単位という年月の個体群もあるからである。この変異は淡水型の保全を考える上で、留意しておかなければならない。

近年は保護活動の一環として放流事業も実施されるようになってきた。それ自体も実は問題のあるところではあるが、緊急避難的に止むを得ない場合もある。そうした放流の是非に関する議論もさることながら、移入元や放流個体数の把握をしないことの方が現実的には問題となることがある。それは同時に、地域住民の方々への啓蒙の必要性が絡んでくるが、まずはそうした移入に関する情報の集積場所や管理をする体制作りこそが研究者としても重要である。そのためにも、分類学や遺伝学上の整理と進展と同様に、きわめて単純で基礎的な資料、つまり種の分布調査と生息地の実態調査が第一義的



〈図2〉 イトヨ属の生活史

に必要である。

2. 分布の現状

2001年段階において、わが国におけるイトヨの分布の現状と生息状況を

概括してみる。これまで知られている生息地（自ら新しく見つけた生息地を含めて）の現状を確認するために、北海道道東地方から滋賀県、岐阜県のハリヨ生息地までを訪れた。かつ、人為的な分布（放流）である現在の滋賀県、岐阜県、三重県の生息地を含め、淡水型イトヨとハリヨのほぼ全ての現状を把握した。こうした野生生物において、分布や生息地現状の実態といった基礎的な資料のほぼ全容がわかっている種は少ない。

わが国のイトヨ類は、北緯 35° 以北の平地に局所的に分布している（池田, 1933, 1935）。遡河型イトヨは北海道では比較的多く生息している。しかし、年によって遡上期に、流量の低下、水質の悪化、河口の閉塞状態など河川環境の変動が大きく、まったく遡河しない河川もある。太平洋側ではかつては利根川水系でも採集され、千葉県や茨城県の河川に大量に遡上していたという。近年は稀に、茨城県久慈川で採集される程度である。現在、本州の太平洋側では宮城県以北のいくつかの河川で遡上しているが、過去と比較すると確実に減少している。仙台市内の名取川で、イトヨが捕獲されると新聞記事になるほどである。私自身、数年前から東北地方の河川に入っているが、研究対象として必要な個体数が確認できる河川は限られており、その数も毎年少なくなっている現状である。岩手県釜石市を流れる甲子川では 10 年ほど前までは採集されたが、近年（1995 年以降）は採集されていない。

日本海側では年々、遡河するイトヨが減少しているという聞き込みを、複数の漁業従事者からも得た。特に、福井県、石川県、富山県、山形県、秋田県などでは、ほとんど遡河しない河川が急増している。実際、福井県の小河川、石川県河北潟周辺、山形県最上川、赤川、月光川、秋田県雄物川水系では、ほとんどイトヨが採集および確認できなかった。これらは私自身がかつて 1980 年代には、多くの個体を採集した水域である。新潟県信濃川の下流（新潟市内）ではイトヨ漁として水産物となっているが、特に 1991 年来、不漁である。この新潟県と山形県の沿岸地方では遡河型イトヨを食べる食文化があり漁業が成り立っており、また春を告げる魚（春告魚）として知られて

いるが、近年は漁獲高としても減少し続けている。

遡河型イトヨは海で成長し産卵のために河川を遡上し、その水系の平地域内の浅瀬で営巣し繁殖をする。その生息数の減少は、繁殖地である水田の畔川や中小河川の浅瀬が、基盤整備や河川改修のため消失してしまったことと大きく関連していると思われる。また、堰や落差工などの段差のため、そもそも営巣しやすい浅瀬の畔川にまで達することができず、段差の下で滞る結果、絶えてしまうこともある。つまり、繁殖に参加できない個体が増加したため、個体数が全体として激減しているものと思われる。遡河型イトヨは韓国では多く確認できる（私見および田祥麟氏〔韓国祥明女子大学〕の私信）が、概して、わが国では接岸してきても遡上しにくい河口部であり、小河川や畔川などの繁殖地に到達しにくい落差があることが、減少の大きな理由とっていただろう。

イトヨ淡水型は本属が元来、北方系の魚類ということもあり、本州においては湧水域を中心に夏期でも水温 20 度以下の水域を中心に生息している。現在、この淡水型の分布地は、10 水系前後であるにすぎない。しかも、本州産淡水型は激減の一途を辿っている。淡水型イトヨの生息地としてよく知られているところでは、福井県大野市（本願清水は国指定の天然記念物）、福島県喜多方市、栃木県大田原市（県指定）である。いずれも行政的な指定措置は施されているが、減少傾向にあることは否めない。特に、栃木県大田原市産は壊滅的ですからある。大野市の生息地（本願清水という池）は 2 年ほど前から、文化庁と市の事業で保全対策が練られている。1999 年から生息地の池の抜本的改修が始まり、かつ 2001 年度には「本願清水イトヨの里」が池に隣接して完成した。

ハリヨは現在、滋賀県と岐阜県（県指定）にのみ天然分布している。かつては三重県北部にも 1950 年代までは分布していたが、この生息地は現在の岐阜県南濃町にある生息地の水系内に属する。この岐阜県の生息地は世界のトゲウオ分布域のまさに南限地に相当する。しかしながら、この生息地は絶

滅に瀕している。湧水の枯渇と河川改修工事によるものと断定してよい。10年ほど前までは数千の群れが認められたが、現在、この水系では調査において1尾も見つからないことすらある。2001年現在、私はこの水系全域で数尾しか確認していない。ちなみに、この水系の個体は、三重県菟野町の水産試験場（現在、跡地）に移殖され、初年度の数十個体から始まって数年来、飼育されている。このハリヨを守ることは、かつての三重県産のハリヨ個体群の系統を保存することを意味する。また近年、三重県北部でもハリヨが確認されているが、これはかつての分布地が復活したわけではなく、他県からの放流個体であることがわかっている。

3. 個体群間の変異

絶滅に瀕している野生生物の保全を研究するに当たって、まず重要な作業はその種の現状把握である。その把握には、種としての分類学的位置と分布および生息状況の実態が第一義的に挙げられる。まず、現在のイトヨに対する分類学的な位置付けを整理しておく。

1) 鱗板の変異と分類

イトヨの学名は *Gasterosteus aculeatus* L. であり、リンネが18世紀中頃にヨーロッパ産の個体群に対して命名した。ちなみに、属名の *Gasterosteus* は腹に硬い骨があることを、また種小名の *aculeatus* はトゲがあることを意味している。

現在、ハリヨを含むイトヨ類は、系統分類学的な整理の過渡期にある (Bell and Foster, 1994)。イトヨ類には成長期を海で生活し繁殖のために遡河するタイプがいるため、分布の放散がいつ、どこから、どの程度なされている

かを把握するのが大きな課題となっている。また、形態的に特に、体形、鱗板数、眼径などが個体群ごとに大きく異なって適応放散している（Bell and Foster, 1994; Hagen and Moodie, 1982）。

最近、遺伝学的分析によって、淡水型か遡河型かという生活史，あるいは完全鱗板型か少数鱗板型かという形態に基づく区分より，系統的には日本海型と太平洋型の差異の方がはるかに大きく，しかも種の違いほどに異なっていることがわかった（Higuchi and Goto, 1996; Ishikawa and Mori, 2000）。それによると，ハリヨは太平洋型に属する。鱗板配列パターンから判定すれば，ハリヨと同じ *leiurus* タイプはヨーロッパや北アメリカ西部の分布域の南部を中心に生息するが，これらはわが国に分布するハリヨとは別種扱いするべきである。

2) 生態：繁殖特性の多様性

イトヨ類は雄が巣を作って，そこに雌を呼び入れ産卵させる繁殖様式もっている。つまり，雄の営巣行動，営巣回数，テリトリー行動，雌との配偶回数，育児行動などが繁殖成功に重要なウエイトを占める（Wootton, 1976, 1986; Mori, 1993, 1995a, b）。悪化した環境条件が保護や育児行動に影響を与えたとするならば，その成功の程度は個体群の存続にも大きく左右すると思われる（森, 1989; Mori, 1994a, 1995b）。

韓国慶尚北道と石川県河北潟に流入する河川に遡河するイトヨと，北海道南部の大沼と福島県会津地方の淡水型イトヨ，そして滋賀県産と岐阜県産のハリヨで比較した。ハリヨを含む淡水型はいずれも遡河型より卵径（ED）は大きく，雌の一腹抱卵数（CS）は少なかった。体長（MS）と雌の抱卵数の関係を回帰直線で示してみると，遡河型，淡水型イトヨ，ハリヨの順に傾き（a）において大きくなる（それぞれのaの値は1.61, 2.49, 2.69）。この関係は前者と後二者との間に有意な差がみられた。体長が大きくなるに従って，抱卵数は

増加した。卵径は個体の体成長ともなって大きくなる傾向はなかった。

体重に対する生殖腺重量の比 (GSI: 繁殖へのエネルギー投資量を示す指標) は、雌雄とも淡水型およびハリヨは遡河型より 1.5 倍近く大きい。小型化と相反して、卵巢・精巣の重量比の増大を伴っていることを示している。また、淡水型イトヨ (大沼産)、岐阜県産と滋賀県産ハリヨの卵サイズが遡河型と同じに換算して抱卵数の平均値 (雌 12~25 個体) を推計すると、それぞれ 245 個、256 個、352 個となり、実際の値のおよそ 2 倍になった。つまり淡水陸封化に伴って、卵数を半分に減らして、卵を大型化している。したがって、遡河型から淡水型への生活史の変化は単に卵数を減らして大卵化しているだけでなく、体は小さくなりながらも子孫へのエネルギー配分を増大させて繁殖力を高めていると思われる。

イトヨ類の寿命は 1 年~2 年余りであるが、多くは生まれた翌年の春に繁殖しその後死亡する。だから、繁殖期は 1 回しかないわけであるが、雌の多くはその 1 シーズンに複数回産卵し、巣卵の成熟が非同時発生理型であるといえる。つまり、産卵した後にも卵巢内には未熟卵があり、次いでそれらが発達して完熟卵になるというものである。この 2 回以上抱卵し産卵する傾向は、淡水型において、より強いようであった。また、このことは、その年に産卵に参加できなければ、卵巢栄養を体成長に吸収して、次年の繁殖に回すことを示唆している。

3) ま と め

イトヨという種の中に、個体群間しかもほとんど隣接した生息域であっても、形態や生態において異なっていることがある。それらはそれぞれの生活の環境条件に大きく影響を受けた結果であり、生活史の差異となっていると思われる。

さらに、ハリヨを含むイトヨ属は遺伝的・系統的な多様性に富み、それら

の複数の多様な個体群として保全生物学上も認識する必要がある。こうした分子系統学的な整理と位置付けは野生生物の保全上、きわめて重要な作業で精査しなければならない事項である。保全・保護するに当たって、その対象物の生物学的な位置付けを明瞭にし、一体何を対象とするのかを明らかにしておく必要がある。

以上のようにイトヨ類の個体群間の差異は様々な点で明瞭であり、互いに一方の生息域への移殖は絶対に行わないよう、今後各地域の行政や住民に対する啓発を継続していく予定である。また、保護対策の一環として行われる環境悪化時の一時飼育に関しては、遺伝的多様性の維持に留意した繁殖や放流計画を立案・実施できるような組織構造や、情報交流の場の設立を働きかけていくことが重要である。こうした社会的還元に関する活動も、保全生物学の役割であると思われる。

4. 湧水域の意義

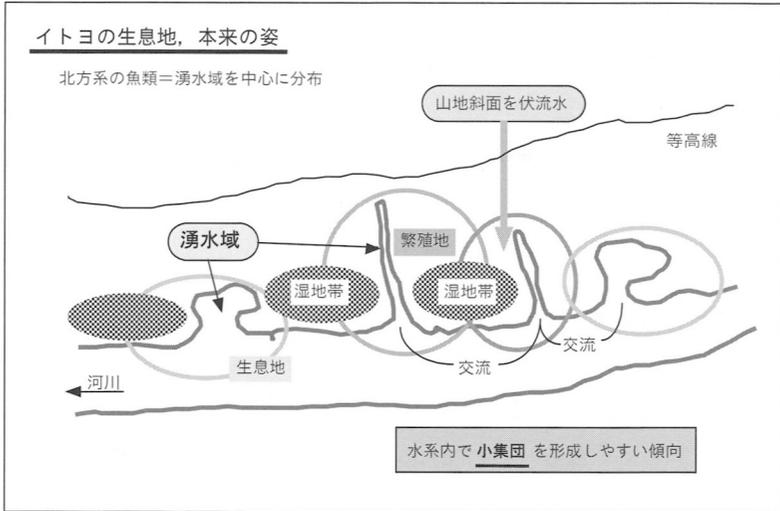
イトヨ類は元来、北方系の魚類ということもあり、水温が20度以上になると繁殖活動が円滑に行われない。したがって、夏期の水温が20数度にもなる本州の水域にハリヨや淡水型イトヨが生息するには、扇状地などの地下を伏流して湧き出る湧水域が必要である（森, 1985b, 1997a; Mori, 1994a）。年中湧水の影響がある13度から18度の範囲（湧水水温の年変動の範囲内）の水域では、春（4月～5月）に営巣数ピークが認められるものの、周年的に営巣が確認される傾向があった。

ハリヨの場合、観察された営巣総数のうち90%以上は、13度から18度の範囲にあった。巣はほとんど水深10～40 cm（平均29 cm）にあったが、湧水域と本流部とは営巣の水深分布に差がある（Mori, 1994a）。湧水域の水深分布は、営巣地の水深分布と大きな差はなかった。一方、本流環境の水深分

布は営巣地の水深分布は異なり、巣はより浅い水域で作られる傾向があった。水深と流速は岸からの距離とも関連があり、全体的に流速の小さい岸沿いに営巣していることが多かった。湧水域では本流部に比べ、より中央でも営巣した。本流部では岸より1 m以上離れて営巣する雄は少なかった。これらのことは営巣地として、湧水域が本流域より相対的に高い利用効率を示していると思われる。

また、湧水域における魚の種数と個体数は本流部に比べ少なく、湧水域間の構成種は類似した。本流域ではほとんど採集されなかったアブラハヤが、湧水域ではハリヨとともに周年にわたって重複的に生息していたが、他種の個体数は非常に少なかった。本流域では、大型のコイやカムルチー、水鳥のカイツブリの泳ぎで、しばしばハリヨの巣は煽られて壊されることが目撃された。種数と個体数が本流部に比べ貧弱な湧水域は、他種との競争、巣の破壊や捕食圧が軽減されていると思われる。さらに、湧水域はその安定した環境ゆえに、餌生物の一定した供給をもたらす。つまり、これは孵化した仔稚魚にとって、いつでも餌が得やすい状況を満たしていると考えられる。このような繁殖とは直接的に関与しない状況もまた、生活史において大きな影響を与えるものであろう。

夏期においても20度を超えない湧水域は、イトヨ類が北方系の魚類であるために生存にとって必要不可欠である(図3)。そのため、湧水域内に閉じ込められて生活している感があるが、彼らはもっと積極的に与えられた環境を利用している。その湧水域の恒温性は、繁殖期の周年性をもたらす一つの大きな要因になっているだろう。また、湧水域の特性は繁殖営巣地として利用できる可能面積を、本流域と比べ相対的に拡張していた。湧水域はイトヨ類の生息にとって不可欠であるだけでなく、特に営巣地条件としても有利な環境をもたらしていた。このようにイトヨを保全していくためには、湧水域がもたらす環境条件が特に繁殖にとってきわめて有用である。イトヨを生態学的に保全していくアプローチとして、水域環境の何を保全していけばよい



イトヨの生息環境：世代交代ができる環境

湧水の存在：環境を多様にする

・ 生存条件：

夏期でも水温 20 度以上にならない水域
＝北方系の魚（系統的な性質）

・ 繁殖条件：

営巣のための環境条件の特定性（水温、水深、流速、底質、水草、岸からの距離）＝生態的な意義をもたらす

繁殖期の長期化・営巣場所の拡大化：
繁殖活動の範囲を時間的にも空間的にも拡大する

〈図3〉 湧水とイトヨの関係

のかの一端を理解できたといえよう。

イトヨは繁殖営巣するため，単に分布地の確認や生息状況の現状把握だけでなく，その営巣地として適した環境条件を把握する作業が，実質的な保護をしていく上で大きな意味をもつだろう。守るべき対象がいかなる生活を

送っているのか、かつ現在それがどのような状態であるのかの生態的知見は保護する必須条件なのである (図3)。

5. 源水に生息するイトヨの 分類学的位置と由来

日本列島に分布するイトヨ *Gasterosteus aculeatus* は、形態的・遺伝的特性から、太平洋型と日本海型に分類される (樋口・後藤, 1994; Higuchi and Goto, 1996)。北海道東部には、太平洋型と日本海型の共存河川が数多く認められるが、そこでも両型はそれぞれ固有の生物学的特徴を維持しており、両型間に生殖的隔離が存在することから、両型は各々独立した種であると考えられる。

本調査では、大槌川本流および閉伊川において産卵遡上期のイトヨを採集することができなかったが、大槌町の源水に生息するイトヨは、形態的・遺伝的解析から、太平洋型に属する個体群であると判断されている (イトヨ調査会, 2002)。その理由は、形態的には、太平洋型の特徴である、体側部の鱗板形態が大きく発達し、尾柄部の隆起骨は堅く骨質状を示すからである。また、アロザイムを遺伝的指標に用いた集団遺伝学的解析の結果、源水産イトヨは太平洋型に特徴的な対立遺伝子 (ACP*62, IDHP-3*100, LDH-2*58, MDH-1*89 など) が結果として把握されている。

大槌川水系源水のイトヨの由来については、Higuchi and Goto (1996) の遺伝的類縁関係を示すデンドログラム上で、源水産イトヨがイトヨ太平洋型のグループに属し、また北海道と東北地方のイトヨ太平洋型集団と近縁な関係にあることを示す結果から判断して、第4期の氷期に南下したイトヨ太平洋型の遡河回遊性祖先集団が後氷期において大槌川水系に遺伝的に取り残されて形成された集団であると推定される。

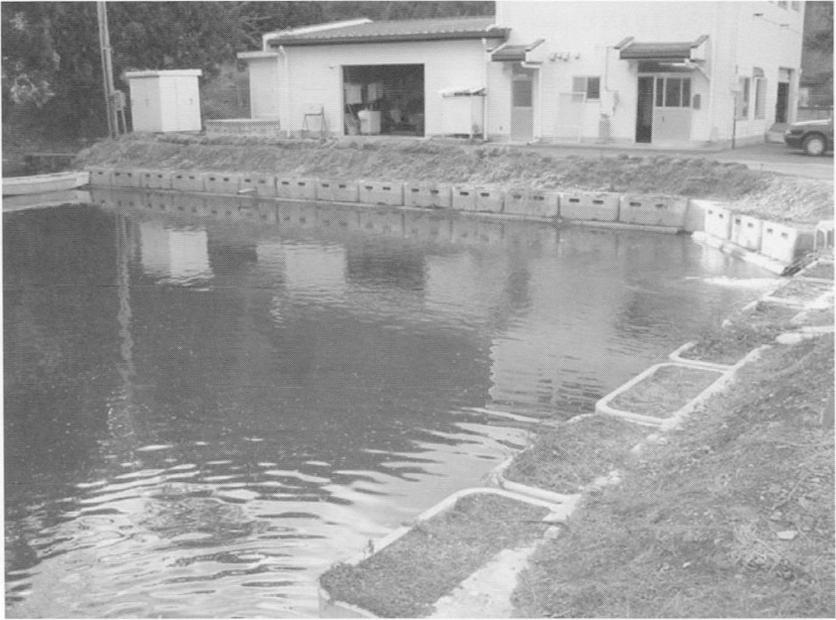
6. 源水に生息するイトヨの 生活史のパターン

イトヨの現地調査は、岩手県大槌町源水、大槌川本流および閉伊川で、2001年の3月26日～28日、4月28日～5月1日、5月18日～20日、6月5日～8日、6月23日～25日、7月18日～21日、8月29日～9月1日、11月3日～5日の8回、および2002年には2月8日～11日に実施した。大槌町源水ではサケ孵化場から流れる湧水河川で、イトヨの繁殖生態と成長について調査し、また遺伝解析用の標本を採集して、エタノールに液浸し実験室に持ち帰った。日本列島の他の水系のイトヨ類との遺伝的変異性を解明するために、ミトコンドリアDNA解析により遺伝的類縁関係を推定した。一方、大槌川本流と閉伊川では、産卵のために遡上する遡河回遊性のイトヨの存在を確認すること、およびその標本を採集することを目的に調査を行った。

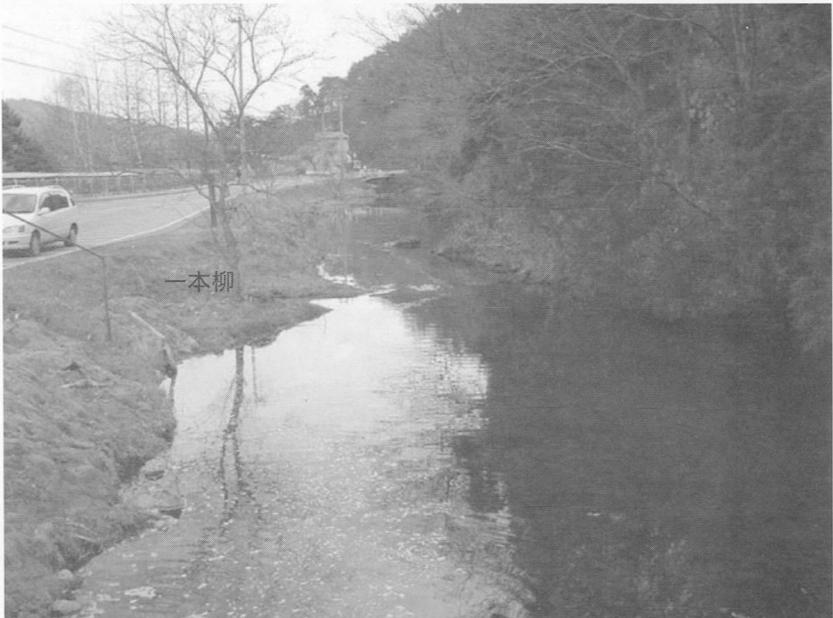
1) 生態的特性

(1) 生態調査の方法

源水生息地を上池（コンクリート護岸部）、下池（丸太護岸部）、小川（中学校前約100mの流程）の3つに大分し調査区域とした（写真1a, b）。2001年3月からほぼ毎月、営巣状況（繁殖前期の様子、巣の水深・底質・岸からの距離の測定）、個体採集による体長・熟度測定、性別判定を行った。体長分布が分散的であり、繁殖期の長期化を窺わせた。また、大槌川本流で調査ごとに、イトヨの遡上状況の確認調査、他の魚種調査、大槌川合流から国道橋下までの水温分布調査、小槌川など周辺水域調査を行った。他水系の遡上調査は、小槌川、閉伊川、津軽石川で行った（図4）。



〈写真 1a〉 大槌町源水上池



〈写真 1b〉 大槌町源水川



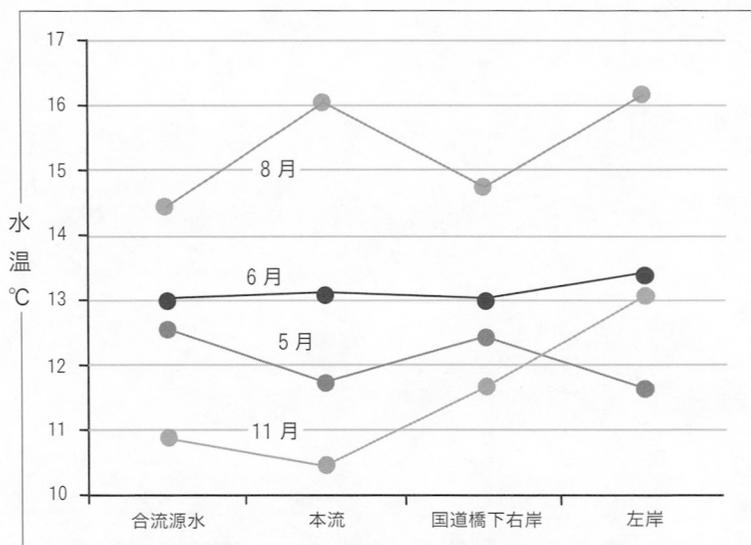
〈図4〉 調査河川（大槌川，小釜川，関口川，津軽石川，閉伊川）

イトヨ属の他の生息地水系の実態調査（福井県大野市，国の天然記念物指定地，ちなみに大野市では2001年7月に「本願清水イトヨの里」会館がオープン）を実施した。調査対象地は，福島県喜多方市，田島町，茨城県日立市，栃木県大田原市，栗山村（鬼怒川水系），青森県八戸市（小川原湖），十和田湖，岐阜県大垣市，池田町，養老町，南濃町，本巣町，伊自良村，滋賀県米原町，彦根市，浅井町，能登川町，五箇荘町である。これらの調査は周年的に実施した。

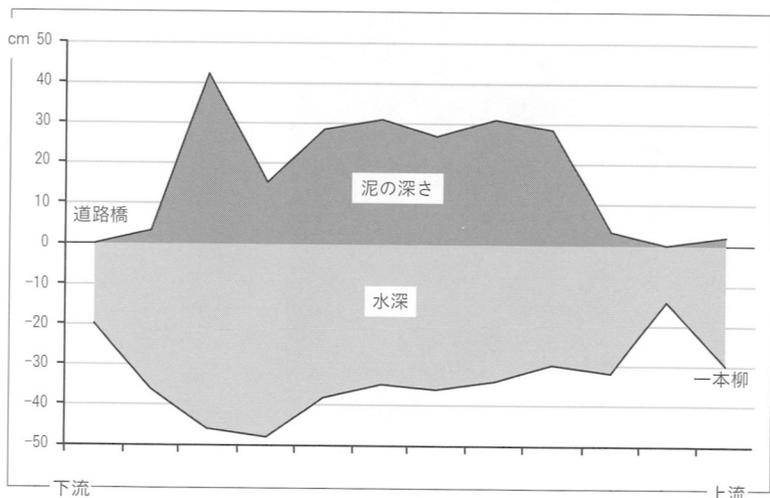
(2) 結 果

・生息地の現状

大槌川合流部の水温分布調査によると，8月は源水よりも本流の水温が高く，11月は低い。大槌川合流水温分布調査によって5月中旬に，源水と本流との水温差が1度程度になった（図5）。6月は差がほとんどなく，全般的に湧水水温と同温となった（他の生息地における遡河型イトヨの遡上期の水温状況）。



〈図5〉 水温の時期と場所による変異



〈図6〉 源水川（10m間隔）における水深と泥の深さ

源水川における泥はヘドロ化しており、深さは全域的に30cm前後であった（図6）。生息環境は劣化している（写真2）。しかし、今年度、この原因である排水流入の導管を変更して、排水の直接的な流入を回避した。岩手県のイトヨ生息地（源水川）への家庭・農業排水の流入、これがヘドロ化し堆積し続けていた。この状況は2001年に、排水が流入しないように改善された。

他種の魚は、源水から大槌川本流までに、アユ、ウグイ、ウキゴリ、チブなどが確認された。

・体長分布

体長分布や婚姻色調査によると、周年的に稚・仔魚や繁殖参加およびその徴候のある個体が確認されることから、繁殖期が長期間にわたることが明らかとなった。4月下旬～5月に営巣数はもっとも多かったが、明確な盛期ピークを示さなかった。6月下旬にも営巣活動が認められた。



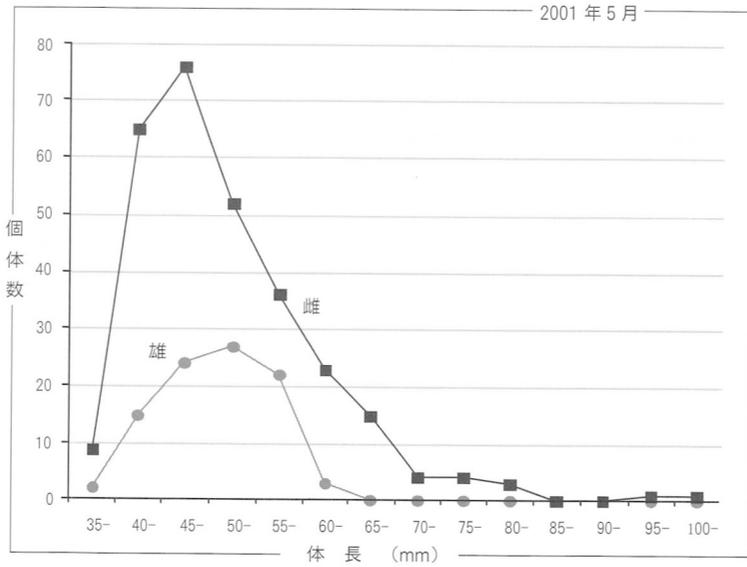
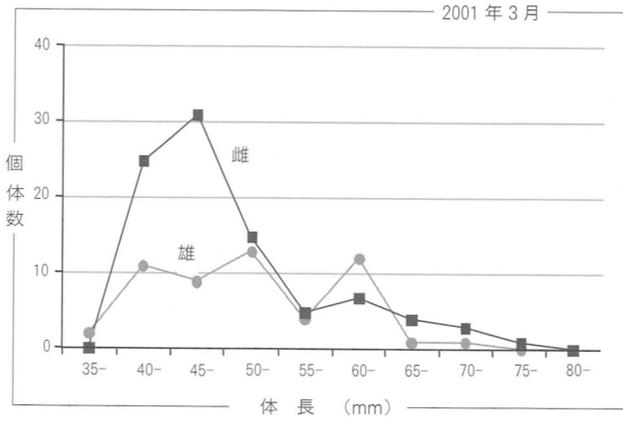
〈写真2〉
源水川に注いでいた排水路

大型イトヨ个体（体長10 cm以上の个体）が複数確認された（図7）。これは一般的な遡河型イトヨよりも大きく、大槌源水个体群の特徴といえる。この現象は、産卵に参加しなかった个体が次年にも生残して成長した結果と思われる。大型个体は雌に偏り、上流部（池）の方によく見られた（上流部：池，下流部：源水川とした）。

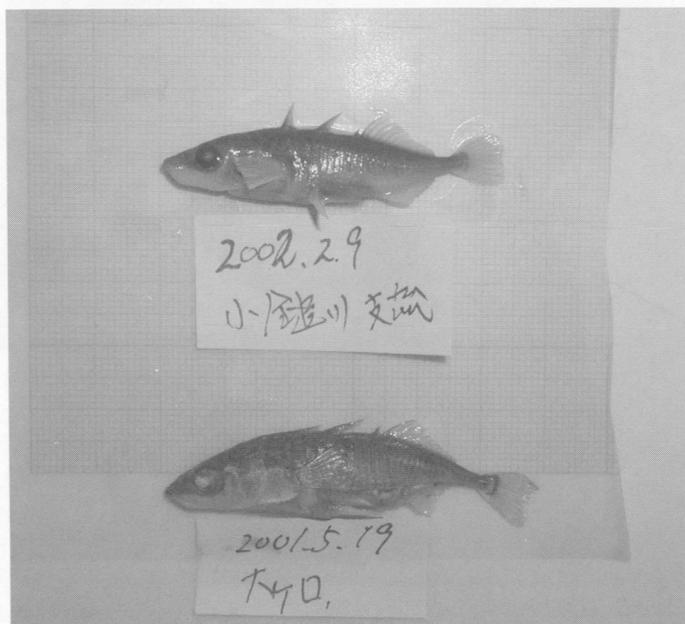
・遡河型イトヨの遡上状況

大槌川遡上状況調査では、イトヨ遡河型の遡上は認められなかった。源水と大槌川の合流部で、6月に15 mmの个体を捕獲した。

イトヨ生息確認のための周辺調査では、小槌川水系の支流と大槌川水系の



〈図7〉 源水川におけるイトヨの体長分布

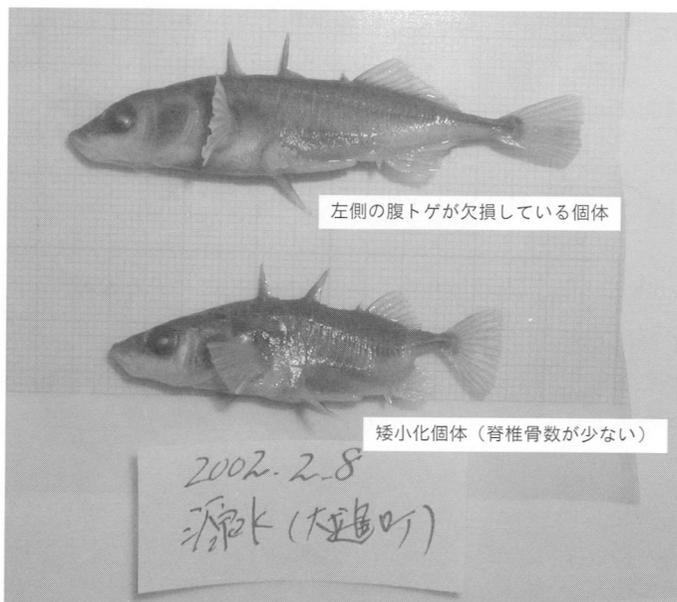


〈写真3〉

大ケ口で確認した(写真3)。5月の閉伊川調査では、イトヨ遡上初期段階であった。5月下旬から6月に閉伊川で、イトヨが確認された聞き取りを得た(図4)。津軽石川(5月調査)では確認できなかった。

・繁殖形質から見た生活史パターン

源水産イトヨの繁殖形質を調査した結果、遡河回遊性の太平洋型個体と比べて、大卵少産であることが明らかになった。繁殖活動が3月下旬～6月上旬に集中する遡河型イトヨと異なり、源水産イトヨの繁殖期間が長期(4月～9月)に及ぶことが推定された。11月には外観的な熟度示数によると、産卵に参加している個体は雌雄とも認められず、巢も確認できなかった。以上のような繁殖形質の特徴は、他の淡水型個体群と同様である。したがって、源



〈写真4〉 源水川で採集された畸形個体

水産イトヨは大槌川水系に陸封された後、湧水の豊富な源水において淡水環境に適応した生活史を進化させた個体群であると考えられる。

他の生息地の個体群の雄と比較して、婚姻色が全体的に鈍色であった。また、弱体化し（写真4）、白っぽい個体（病気？）が周期的に確認された。

2) 源水に生息するイトヨの 遺伝的集団構造と遺伝的変異性

アロザイムを遺伝的マーカーに用いて、源水産イトヨの集団遺伝学的解析を行った結果、源水産イトヨの平均ヘテロ接合体率 H_e は 0.061 を示した。Higuchi and Goto (1996) によると、太平洋型の遡河回遊性集団は $H_e = 0.041 - 0.059$ 、淡水性集団では $H_e = 0.000 - 0.058$ と報告され、源水産イトヨは

遡河回遊性集団とはほぼ同等の遺伝的多様性をもつことが明らかになっている。このことは、源水産イトヨは、比較的最近まで太平洋型の遡河回遊性集団と遺伝的交流があったことを反映していると考えられる。

3) Sr/Ca 比から見た回遊履歴

Sr/Ca 比から見た回遊履歴魚類の耳石の成長段階に沿って Sr/Ca 比パタンの変化を解析すると、その個体が淡水域で生息していたか、海水域で生息していたかを推定することができる (Arai and Tsukamoto, 1998)。この方法を用いた、源水産イトヨとイトヨ太平洋型の遡河回遊性個体の回遊履歴が解析されている。その結果、イトヨ太平洋型の遡河回遊性個体では、耳石の中心に近い部位において高い Sr/Ca 比を、耳石の縁辺ではその値が低いことを示した。一方、源水産のイトヨについては、年齢 1+ の大型個体でも、生涯淡水域で生息するハリヨと同様に、耳石の中心から縁辺部まで低い Sr/Ca 比を示すことが明らかになった (Arai *et al.*, in press a, b)。このことから、源水産イトヨは降海することなく、一生を淡水域で過ごす生活型、すなわち淡水性生活環を有すると判断される。

7. 岩手県大槌町産イトヨの 現状と保全への提言

- 1) 同地域のイトヨ個体群の実態把握のため、周年的な生態学的・遺伝学的調査が今年度実施された。
- 2) 今年度、上記を踏まえて保全のために緊急的かつ将来的に何が重要で、何をすべきかのシナリオ作成 (湧水の確保、適した営巣地の拡大、危険分散のための水域調査、周知広報活動のやり方) の方向性の一端が形成された。

- 3) 他の個体群との系統関係を明確にするための分子系統学的調査をする必要がある。これによって大槌町のイトヨがどこから来て、どの個体群と系統的に近縁であるかを、できるだけ広範囲（世界レベル）で位置付ける。現在の研究結果では、源水産イトヨは淡水型であり、比較的最近まで遡河回遊性の太平洋型集団と交流があったと推定された。
- 4) 首長クラスを含む行政担当者や関連担当者（地域住民を含む）間で、継続的な勉強会および窓口（イトヨ係や環境担当者など）を設置する。
- 5) 地域住民を対象に、イトヨが生息していることの意義を周知させる継続的活動（講演、広報、教育の現場など）をする。地元住民による体制作りとして、「海づくり」子供会や一般住民への講演会を実施した。

また、実際に、2001年7月の福井県大野市「本願清水イトヨの里」開館式典に大槌町町長が参加し、同市長と意見交換を行った。イトヨ属の生息地悪化の現状から復元保全をするために、岐阜県では地域住民によって1990年初頭より「はりんこネットワーク」が組織され、また、福井県大野市では「イトヨの里」という地域環境保全のためのセンターとしての役割をもった施設が建設されている。

8. 展 望：野生生物保護と地域活動

野生生物の保全のためには、対象生物の生物学的把握だけでなく、むしろ現実の場では、地域住民の自然に対する意識や感覚あるいは日常的な活動が大きく左右することが多い。

以下、岐阜県に生息するハリヨの保全活動を事例にしなが、今後の地域環境の保全という観点を絡めて紹介したい。1980年代前半から岐阜県池田町や大垣市の地域住民による保護活動の継続的実践を経て、周辺の養老町、神戸町、垂井町、あるいは滋賀県米原町、五箇荘町、能登川町などに活動が

広がり、行政の枠を超えた連帯の必要性が感じられるようになった(森, 1986, 1991a, 1994b)。そうして、「はりんこネットワーク」(西美濃地方ではハリヨを“はりんこ”ともいう)が情報の連絡網として、1990年に岐阜県南西部(西美濃地方)の市町村の有志の方々によって自然発生的に結成された(森, 1997a)。これは湧水域に生息する希少魚のハリヨを中心にして、水環境を考える“ゆるやかな”ボランティア市民団体という性格をもっている。この地方にかつて豊富であった湧水と、そこに生息しているハリヨをシンボルフィッシュとして位置付け、地元の水環境の問題を考え活動するという集まりである(森, 2002)。

この「はりんこネットワーク」は1991年4月から毎年のように、名称を若干変えながらも、シンポジウムを開催している。県市町村の後援も得て、300人余りの方々を集め総会や分科会を催している。そこで各地域住民の方々は互いに“出会い”、ハリヨの実態を知ろうと努め、活発な意見の交換や情報の提供を行っている。また年々、より遠くの方々の参加も増えている。さらに、この活動はトゲウオ科魚類が生息している湧水域のある自治体を結んで、全国的な広がりネットワークとなることが目標の一つとなっている。

このネットワークはハリヨという単一の魚種を守るだけの会合ではなく、“郷土のみんなの財産であるハリヨ”として位置付けながら、“水の文化”再考のための活動に少しでも貢献するという願いをもっている。この活動はいうまでもなく、地域住民と行政との連携があるゆえに継続性が成り立つ。ある保護措置がビッグ・プロジェクトで実行され構造物が出来ても、それを維持管理する体制がなければ無意味であり、その中心はそこで生活する地域住民なのである。ここにはむろん、継続的な生態調査の裏付けがあることも、保護活動の方向性を見失わないための必要な背景であろう。この地域住民の理解、行政の協力、研究者の基礎的調査という三者の提携こそが、継続的で実質的な保護活動の柱である。私はこれを保護活動の“三位一体説”と名付

けている（森, 1997a）。このうち一つの柱でも抜けると、活動は先細りとなって、いつの間にか消えていく。これは経験則だが、それゆえに重い意味をもつ（森編, 2000, 2002, 2003）。

こうした地域活動に関する報告は、絶滅に瀕する野生生物の保全に科学的成果をいかに応用し、かつ効果的に社会的還元をしていくかに対する現実的整理として重要な事柄である。野生生物と人間の生活圏が重複することが多いわが国の生物の生活実態からすると、人間の自然環境に対する接し方に、保全生態学的視点を保全活動の基盤として定着させていくことが肝要である（森, 1998b, c）。特に、絶滅に瀕している理由のほとんどが日常的な人間活動によるものであり人間生活と密接な関係がある以上、科学的成果の活用は人間の認識や人間社会の構造に対して提言的かつ計画的でなければならない（森, 1999b）。

ま と め

- 1) 岩手県の淡水型イトヨのみならず、岐阜・滋賀県内のハリヨ生息地と福井県、福島県、栃木県、青森県でイトヨが生息する水系において、繁殖生態に影響を及ぼす環境条件を調査した。本種は北方系であるために高水温にならない湧水の存在と、水底に営巣するために底質条件が、繁殖に大きな意義をもつ。
- 2) 湧水の水温は年中 15 度で一定的であったが、本流水温は 3 度～28 度の年変動があった。湧水域と本流域の水温は 5 月と 11 月とで差がほとんどなく、全域的に湧水水温と同温の 15 度となった。
- 3) 営巣状況、体長分布、雄の婚姻色、雌の抱卵の調査によると、いずれの個体群にも周期的に稚・仔魚や繁殖参加およびその徴候のある個体が確認されることから、繁殖期が春にピークがあるものの、長期間にわたることが明らかとなった。

- 4) ほとんどの営巣がある水域の水温は13度～18度(約90%)で、底質は砂～砂泥(約75%)であった。しかしながら、年々、湧水の影響のある水域面積が減少していることがわかった。湧水が湧出する期間も減退しており、場所によっては枯渇し生息地が消滅した。また、岐阜県と岩手県の分布水系においては、底質の泥が深さ30～50cm堆積してヘドロ化しており、営巣するには軟弱になり過ぎていた。
- 5) 営巣地として好適な湧水域が空間的・時間的に減少している。この営巣条件の劣化は、再生産に大きく影響を与えていると考えられる。
- 6) 福井県大野市と源水の淡水型イトヨは、体長7～8cmを超える大型個体の割合が他の淡水型イトヨ個体群より高かった。特に、岩手県の淡水型イトヨでは体長10cm以上の個体が複数確認された。この現象は、産卵に参加しなかった個体が次年にも生残して成長した結果と示唆された。
- 7) アロザイムを遺伝的マーカーに用いた源水産イトヨの集団遺伝学的解析の結果では、源水産イトヨは、遼河回遊性の太平洋型集団と比べると遺伝学的変異性が幾分低い、極端に遺伝的多様性が低いという状態ではないようである。また、源水産イトヨは、比較的最近まで遼河回遊性の太平洋型集団と遺伝的交流があった可能性がある。
- 8) 魚類の耳石をSr/Ca比から解析すると、年齢1+の大型個体でも生涯淡水域で生息するハリヨと同様に、耳石の中心から縁辺部まで低いSr/Ca比を示すことが明らかになり、源水産イトヨは降海することなく一生を淡水域で過ごす淡水型の生活環を有すると判断される。
- 9) 源水の雄は他の生息地の雄と比較して、婚姻色が全体的に鈍色であった。また、弱体化した白っぽい個体(病気、寄生虫)が目立って確認された。

〔参考文献〕

- Arai, T. and K. Tsukamoto (1998). Application of otolith Sr:Ca ratios to estimate the migratory history of masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Ichthyol. Res.*, 45: 309–313.
- Arai, T., A. Goto and N. Miyazaki. Use of otolith microchemistry to estimate the migratory history of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* (in press a).
- Arai, T., A. Goto and N. Miyazaki. Migratory history of the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus*, as revealed by otolith microchemistry. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* (in press b).
- Bell, M. and S. Foster, eds. (1994). *The evolutionary biology of the threespine sticklebacks*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- 後藤晃・森誠一編集 (2003). トゲウオの自然史. 北海道大学図書刊行会.
- Hagen, D. W. (1967). Isolating mechanisms in threespine sticklebacks (*Gasterosteus*). *J. Fish. Res. Board Can.*, 24: 1637–1662.
- Hagen, D. W. and J. D. McPhail (1970). The species problem with *Gasterosteus aculeatus* on the Pacific coast of North America. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 27: 147–155.
- Hagen, D. W. and G. E. E. Moodie (1982). Polymorphism for plate morphs in *Gasterosteus aculeatus* on the east coast of Canada and an hypothesis for their global distribution. *Can. J. Zool.* 60: 1032–1042.
- Haglund, T. R., D. G. Buth and R. Lawson (1992). Allozyme variation and phylogenetic relationship of Asian, North American, and European populations of the threespine sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Copeia* 1992: 432–443.
- 樋口正仁・後藤晃 (1994). イトヨの集団構造と分化のプロセス. pp. 114–126. 後藤晃・塚本勝巳・前川光司(編). 川と海を回遊する淡水魚——生活史と進化. 東海大学出版会, 東京.
- Higuchi, M. and A. Goto (1996). Genetic evidence supporting the existence of two distinct species in the genus *Gasterosteus* around Japan. *Environmental Biology of Fishes* 47: 1–16.
- Higuchi, M., A. Goto and F. Yamazaki (1996). Genetic structure of threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* in Lake Harutori, Japan, with reference to coexisting anadromous and freshwater forms. *Ichthyol. Res.*, 43: 349–358.
- Honma, Y. and E. Tamura (1984). Anatomical and behavioral differences among threespine sticklebacks: the marine form, the landlocked form and their hybrids. *Acta Zool.* 65: 79–87.

- Iersel, J. J. A. van (1953). An analysis of the parental behaviour of the male three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.). Behaviour Supple. 3: 1-159.
- 五十嵐清 (1964). イトヨ *Gasterosteus aculeatus aculeatus* Linnaeus (陸封型) の稜鱗の発達について. 日本水産学会誌, 30: 95-103.
- 五十嵐清 (1965). ハリヨ *Gasterosteus aculeatus microcephalus* Linnaeus の稜鱗の発達について. 日本水産学会誌, 31: 33-39.
- Igarashi, K. (1970). Formation of the scutes in the marine form of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* (L.). Annotationes Zoologicae Japonenses, 43: 34-42.
- 池田嘉平 (1933). トゲウオの分布とその変異. 動物学雑誌, 45: 141-173.
- 池田嘉平 (1935). 千島列島のトゲウオについて. 日本生物地理学会会報, 5: 213-232.
- Ishikawa, M. and S. Mori (2000). Mating success and male courtship behaviours in three populations of the threespine stickleback. Behaviour, 137: 1065-1080.
- Jordan, D. S. and C. L. Hubbs (1952). Record of fishes obtained by D. S. Jordan in Japan, 1922. Mem. Carnegie Mus. 10: 93-346.
- Miller, R. R. and C. L. Hubbs (1969). Systematics of *Gasterosteus aculeatus* with particular reference to intergradation and introgression along the Pacific coast of North America: a commentary on a recent contribution. Copeia 1969: 52-69.
- Mori, S. (1984). Sexual dimorphism of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus microcephalus*. Japan J. Ichthyology, 30: 419-425.
- Mori, S. (1985a). Reproductive behaviour of the landlocked three-spined stickleback in Japan. The year-long prolongation of the breeding period in waterbodies with springs. Behaviour 93: 21-35.
- 森誠一 (1985b). ハリヨの分布——減少の一途. 淡水魚 (大阪), 11: 79-82.
- 森誠一 (1986). 巣をつくる魚——ハリヨの生活史. 岐阜県池田町教育委員会.
- Mori, S. (1987a). Divergence in reproductive ecology of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* Japan. J. Ichthyology 34: 165-175.
- Mori, S. (1987b). Geographical variations in freshwater populations of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, in Japan. Japan. J. Ichthyology 34: 33-46.
- Mori, S. (1988a). The upright nesting behaviours on a vertical shore-wall in the three-spined stickleback. J. Ethology 6: 59-62.
- 森誠一 (1988b). 淡水魚の保護——いくつかの現状把握といくつかの提起. 関西自然保護機構会報, 16: 47-50.
- 森誠一 (1989). ハリヨの分布とその減少. 関西自然保護機構会報, 17.
- 森誠一 (1991a). わき水の魚・ハリヨの生活史. 岐阜県南濃町教育委員会.

- 森誠一（1991b）. イトヨ属——繁殖システムの多様性. 陸水生物学報, 6: 1-10.
- Mori, S. (1993). The breeding system of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* (forma *leuira*), with reference to spatial and temporal patterns of nesting activity. Behaviour 126: 97-124.
- Mori, S. (1994a). Nest site choice by the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, in spring-fed waters. J. Fish Biology 45: 279-289.
- 森誠一（1994b）. 魚と人を巡る水環境——ハリヨのこれまで, いま, これまで. 水資源・環境研究, 7: 22-29.
- Mori, S. (1995a). Factors associated with and fitness effects of nest-raiding in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, in a natural situation. Behaviour 132: 1011-1023.
- Mori, S. (1995b). Spatial and temporal variation in nesting success and the causes of nest losses of the freshwater three-spined stickleback. Environmental Biology of Fishes, 43: 323-328.
- 森誠一（1995c）. トゲウオ類. 日本の希少な野生水生生物に関する基礎資料. 日本水産資源保護協会.
- 森誠一（1997a）. トゲウオのいる川：淡水の生態系を守る. 中央公論社, 中公新書.
- 森誠一（1997b）. 希少淡水魚の現状と系統保存. 長田芳和・細谷和海編. 緑書房.
- Mori, S. (1998a). Dyadic relationships in nesting male three-spined Stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. Environmental Biology of Fishes.
- 森誠一（1998b）. 自然への配慮としての復元生態学と地域性. 応用生態工学, 1: 43-50.
- 森誠一監修編集（1998c）. 魚から見た水環境. 信山社サイテック, 東京.
- 森誠一（1999a）. 好ましい湧水環境. ビオトープの構造——ハビタットエコロジー入門. 杉山恵一編. 朝倉書店, 東京.
- 森誠一監修編集（1999b）. 淡水生物の保全生態学. 信山社サイテック, 東京.
- 森誠一・渡辺勝敏（1990）. 淡水魚の保護——ハリヨとネコギギの場合から. 淡水魚保護, 3: 100-109.
- 森誠一（2002）. トゲウオ, 出会いのエコロジー——行動学から社会学へ. 地人書館, 東京.
- 森誠一監修編集（2000）. 環境保全学の理論と実践 I. 信山社サイテック, 東京.
- 森誠一監修編集（2002）. 環境保全学の理論と実践 II. 信山社サイテック, 東京.
- 森誠一監修編集（2003）. 環境保全学の理論と実践 III. 信山社サイテック, 東京.
- Münzing, J. (1963). The evolution of variation and distributional patterns in European populations of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. Evolution 17:

- Orti, G., M. A. Bell, T. E. Reimchen and A. Meyer (1994). Global survey of mitochondrial DNA sequences in the threespine stickleback: evidence for recent migrations. *Evolution* 48(3): 608-622.
- Tinbergen, N. (1951). *The study of instinct*. Clarendon Press, Oxford.
- Wootton, R. J. (1976). *The biology of the sticklebacks*. Academic Press, London.

〔掲載図・写真〕

図1：イトヨ属の分布。

図2：生活史によって、遡河型（イトヨ）と淡水陸封型（イトヨとハリヨ）があり、形態および生活史から3群が認められる。

図3：湧水とイトヨの関係。夏期においても20度を超えない湧水域は、イトヨ類が北方系の魚類であるために生存のため必要不可欠である。

図4：遡上調査を行った河川。

図5：大槌川合流部の水温分布の月変動。

図6：源水川における水深と底質（泥の深さ）。

図7：体長分布（3月、5月）。5月に大型イトヨ個体（体長10 cm以上の個体）が複数確認された。

写真1a：上池（護岸改修後）。

写真1b：源水川を上流から臨む（左岸の護岸改修前）。

写真2：左岸側からの排水流入。この状況は2001年に、排水が流入ないように改善された。

写真3：小槌川水系の支流（ホルマリン標本）と大槌川水系の大ケ口（アルコール標本）で採取された個体。

写真4：左側の腹トゲが欠損した個体と、脊椎骨数の少ない矮小化した個体。